

Evolutionsstufen in der Ausbildung komplexer Wirt-Parasit-Systeme, dargestellt an der Käferfauna der Disteln*

H. ZWÖLFER

Mit 1 Abbildung

Zwar sind die bereits im Perm nachweisbaren Käfer eine alte Insektenordnung, jedoch trägt zu der ungeheuren Artenfülle dieser Gruppe vor allem eine relativ junge Teilgruppe, nämlich die im späten Jura oder der Kreidezeit entstandenen Cucujiformia (ca. 150 000 Arten) bei. Die wichtigsten Familien der Cucujiformia, die Cerambycidae, Chrysomelidae, Curculionidae und Nitidulidae, leben praktisch alle phytophag an „modernen“ Pflanzengruppen, insbesondere an Angiospermen. Damit hängt der im Tierreich einmalige Evolutionserfolg der Käfer weitgehend damit zusammen, daß es ihnen von der Kreidezeit an gelang, die durch die Entfaltung der Angiospermen entstandene neue „Marktlücke“ auszunützen. Ein wesentlicher Aspekt der Evolution vieler Käfertaxa ist damit das Verhältnis zu ihren Wirtspflanzen und die jeweilige „Besiedlungsgeschichte“, die zu den heutigen Pflanzen-Insekten-Komplexen geführt hat.

Als Beispiel für evolutionsbiologische Vorgänge, die die „Besiedlungsgeschichte“ einer Pflanzengruppe kennzeichnen, soll hier die Käferfauna der „Disteln“ dienen. Als „Disteln“ wollen wir dabei alle Vertreter der Tribus Cardueae (Familie: Asteraceae) bezeichnen, also insbesondere die Arten der Gattung *Cirsium*, *Carduus*, *Onopordum*, *Arctium*, *Centaurea*, *Carlina*, *Echinops*. Die Besiedlung der Disteln, also die Ausbildung spezieller Anpassungen an die jeweiligen Wirtspflanzen und die Entstehung neuer, in ihren Wirtbeziehungen spezialisierter Arten erfolgte offensichtlich in einer Reihe von Einzelschritten. Eine vergleichende Untersuchung der Käferfauna erlaubt es, drei Etappen der Besiedlungsgeschichte zu rekonstruieren: Die Pionierphase, die „Brückenkopfphase“ und die Entfaltungsphase: Diese 3 Etappen, die zur Co-evolution einer Käfergruppe mit ihrer Wirtspflanzengruppe führen können, sollen an den folgenden Beispielen erörtert werden.

1. *Epilachna pustulosa* Kono (Coccinellidae).

Auf der Insel Hokkaido konnten WATANABE & SUSUKI (1965) eine Rasse dieses phytophagen Marienkäfers nachweisen, die im Larvenstadium und als erwachsenes Tier eine ausgesprochene Präferenz für japanische Disteln der Gattung *Cirsium* zeigt. Die Larven von *E. pustulosa* haben eine ähnliche Lebensweise wie unsere *Cassida*-Arten, von denen in der Palearktis eine Gruppe (*C. rubiginosa* Müller und verwandte Arten) eng mit verschiedenen Cardueae-Gattungen vergesellschaftet ist. Demgegenüber tritt die Distel-Rasse von *E. pustulosa* nur in einem begrenzten geographischen Gebiet auf, die spezielle Präferenz für *Cirsium*-Blätter ist bei *E. pustulosa*-Rassen auf den anderen japanischen Inseln nicht nachweisbar und irgendwelche Anpassungen an *Cirsium* als Wirtspflanze scheinen nicht vorzuliegen. Damit kann die Hokkaido-Rasse von *E. pustulosa* als Modell eines phytophagen Insekts in der Pionierphase der Besiedlung einer Pflanzengruppe angesehen werden. Ob eine solche Situation evolutionsbiologische Folgen zeitigt, ob also die betreffende Pflanzengruppe zu einem Entfaltungsfeld für den Phytophagen wird, hängt natürlich von zahlreichen Faktoren ab, nicht zuletzt von dem Ausmaß, in dem andere Phytophagen die-

* Kurzfassung eines Vortrages, der auf der Tagung der Rheinischen Coleopterologen am 10./11. 11. 1979 im FUHL-ROTT-Museum gehalten wurde.

ses Feld bereits besetzt haben. Im Falle der *E. pustulosa* hat dies bereits eine Gilde von Blattkäferarten der Gattungen *Cassida* und *Lema*, die im Larven- und Imagnalstadium als Nahrungsspezialisten frei auf den Blattflächen von *Cirsium*-Arten fressen, getan.

2. *Sphenoptera (Chilostetha) jugoslavica* Obenb. (Buprestidae)

Die zahlreichen Vertreter der Untergattung *Chilostetha*, zu der *S. jugoslavica* gehört, sind typische Steppentiere, deren Larven in Stengeln und Wurzeln von Steppenpflanzen minieren. *S. jugoslavica* lebt als Larve im pontischen Bereich in den Wurzelstöcken der Rosetten von *Centaurea diffusa*. Die Art wurde im Zuge der biologischen Bekämpfungsmaßnahmen erfolgreich in Kanada gegen *C. diffusa* eingebürgert. Voraussetzung hierfür war der Nachweis einer spezifischen Bindung an die Wirtspflanze (ZWÖLFER 1976). Zwar fressen die Imagines von *S. jugoslavica* an verschiedenen Pflanzenarten, aber eine Eireifung erfolgt nur, wenn die ♀♀ *C. diffusa*-Blätter als Futter verfügbar haben. Eine korrekte Eiablage, die Voraussetzung für das erfolgreiche Eindringen der Junglarven in die Pflanzenwurzel, erfordert spezifische Strukturen, wie sie bei *C. diffusa*-Rosetten vorliegen. Die Eidiapause ist eng mit der sommerlichen Ruheperiode der *C. diffusa*-Rosetten korreliert: Ein Wachstum der Rosettenblätter während der Eiperiode von *S. jugoslavica* (wie man es beispielsweise unter Gewächshausbedingungen erzwingen kann) führt zur Zerstörung der Eier. Das Verhalten der frisch geschlüpften Erstarlarven ist spezifisch auf *C. diffusa*-Rosetten abgestellt. Im Spätsommer erzeugt die Larve dann eine spindelförmige Wurzelgalle, in der die weitere Entwicklung und Verpuppung erfolgt. Die der Gallbildung zugrunde liegende physiologische Anpassung an den Wirt ist eine Spezialisierungserscheinung, die auf eine bereits lang bestehende enge Assoziation zwischen *S. jugoslavica* und *C. diffusa* hinweist. Einen Hinweis dafür bietet auch das Vorkommen spezialisierter Hymenopterenparasitoiden an *S. jugoslavica*. Im Gegensatz zu *E. pustulosa* ist also *S. jugoslavica* eine hochgradig an ihre Wirtspflanze angepaßte Phytophagenart. Morphologische, physiologische, ethologische und bionomische Merkmale von *S. jugoslavica* sind nicht nur mit dem Chemismus und der Struktur, sondern auch mit dem charakteristischen Entwicklungsgang der Wirtspflanze so integriert, daß eine stabile Bindung vorliegt. *S. jugoslavica* kann man sich damit als ein Beispiel für die „Brückenkopfphase“ in der Besiedlung einer Pflanzengruppe vorstellen. Allerdings ist es der Gattung *Oberea (Chilostetha)* nicht gelungen, diesen Brückenkopf, den sie mit ihrer Art *S. jugoslavica* im Bereich der Cardueae errichten konnte, „auszubauen“, denn eine Artaufspaltung, die zu einer Gruppe von Distelbewohnern geführt hätte, ist hier nicht erfolgt.

3. Vertreter der Cleoninae (Curculionidae) als Distelbewohner

Neben Artengruppen der Rüsselkäfergattungen *Apion* und *Ceutorhynchus* haben vor allem Vertreter der Rüsselkäfer-Unterfamilie der Cleoninae die Cardueae besiedelt und als Plattform für Speziationsprozesse benützt; sie stellen damit ein Beispiel für die „Entfaltungsphase“ in der Besiedlungsgeschichte einer Wirtspflanzengruppe durch Phytophage dar. Dabei sind in drei getrennten Vorstößen jeweils unterschiedliche Strukturteile der Wirtspflanzen erschlossen worden. Die Tribus Cleonini, ein Taxon, dessen Vertreter als Larve in den Wurzelstöcken und in der Stengelbasis zahlreicher Pflanzen lebt, hat sich in den Gattungen *Cleonus* und *Cyphocleonus* auf den Befall von Wurzelstöcken der Cardueae spezialisiert. Die Tribus Lixini hat in der umfangreichen, morphologisch und ernährungsphysiologisch auf das Ausbeuten von Stengeln krautartiger Pflanzenarten angepaßten Gattung *Lixus* eine Untergattung (*Lixochelus*) entwickelt, deren Vertreter wirtsspezifisch an Cardueae-Arten gebunden sind. Bei den Cleonini und bei *Lixus* lag die larvale Lebensweise (Befall von Wurzeln bzw. Pflanzenstengeln) bereits als Präadaptation für die Besiedlung der Distelgruppe vor. Bei einer weiteren Gattungsgruppe der Lixini (*Larinus-Rhinocyllus-Bangasternus*) wurde die larvale Lebensweise offensichtlich erst im Zusam-

menhang mit der Besiedlung der Disteln und der Entfaltung auf der Basis dieser Wirtsgruppe ausgebildet: Hier werden die Blütenköpfe der Cardueae befallen, wobei Blütenboden, Einzelblüten und Achänen (Samen) als Nahrung für die Larve dienen und der Hüllkelch des Blütenkopfs ein Schutzgehäuse für Larve und Puppe darstellt.

Die große, über 100 Arten zählende Gattung *Larinus* erstreckt sich mit ihrem Verbreitungsareal nahezu über das gesamte ursprüngliche Areal der Cardueae, wobei die höchste Artendichte von *Larinus* (östliches Mediterrangebiet und Vorderasien) mit der Region der höchsten Formen- und Artenvielfalt der Cardueae übereinstimmt. Alle vier Untertriben der Cardueae (Carduini, Centaureini, Carlinini und Echinopini) und nahezu alle Distelgattungen werden von einer oder mehreren *Larinus*-Arten befallen. Bestimmte *Larinus*-Artengruppen (etwa *L. carlinae* Ol., *L. jaceae* F. und *L. sturnus* Schall.) haben sich auf das Anbohren und die Eiablage von noch geschlossenen Cardueae-Blütenköpfen spezialisiert; die ♀♀ dieser Arten haben schlanke, gebogene Rüssel, deren Länge mit der Größe des jeweils für die Eiablage benutzten Distelkopfs übereinstimmt. Die oben genannten drei Arten belegen entsprechend ihrer Körpergröße und der Rüssellänge der ♀♀ Distelarten mit kleinen bzw. mittleren oder großen Blütenköpfen. Im Gegensatz zu diesen „Knospenstechern“ stehen *Larinus*-Arten wie *L. obtusus* Gyll. oder *L. turbinatus* Gyll., die durch den Besitz plumper und relativ stumpfer Rüssel gekennzeichnet sind: Hier bohrt das ♀ für die Eiablage keine Eihöhle in den geschlossenen Kopf, sondern schiebt das Ei zwischen die Einzelblüten des geöffneten Blütenkopfs. Da diese *Larinus*-Arten ein späteres Blütenkopfstadium ausbeuten als die Knospenstecher, können *Larinus*-Arten der beiden biologischen Gruppen im gleichen Habitat dieselbe Wirtspflanzenpopulation befallen, ohne sich gegenseitig allzusehr ins Gehege zu kommen. Eine andere Situation liegt dort vor, wo zwei *Larinus*-Arten derselben biologischen Gruppe und ähnlicher Wirtspflanzenspektren zusammen vorkommen: Hier haben sich lokale Rassen gebildet, die jeweils andere Wirtspflanzenarten befallen, also sich „gegenseitig aus dem Weg gehen“ (ZWÖLFER 1977).

Es haben also während der höchst erfolgreichen Besiedlung der Cardueae durch die Rüsselkäfergattung *Larinus* vier ökologische Differenzierungsprozesse stattgefunden, durch die die ökologischen Nischen der zahlreichen *Larinus*-Arten voneinander abgegrenzt werden: 1. Ernährungssphysische Differenzierungen auf die vier Cardueae-Untertriben sowie einzelne Gattungen und Gattungsgruppen. 2. Innerhalb einer Wirtspflanzengattungsgruppe: Spezialisierung auf den Befall von Wirtsarten mit unterschiedlich großen Blütenköpfen. 3. Innerhalb einer Wirtspflanzenart: Spezialisierung auf das Knospenstadium bzw. das Stadium des erblühten Kopfes. 4. Bei weitgehend gleichen ökologischen Gesamtnischen: Ausbildung lokaler Rassen mit jeweils abweichender Wirtswahl (ökologische Kontrastbetonung).

Zwei nahe mit *Larinus* verwandte und ebenfalls ausschließlich in den Blütenköpfen von Carduae brütende Lixini-Gattungen sind *Rhinocyllus* und *Bangasternus*, wobei die erstgenannte Gattung insbesondere Disteln der *Cirsium-Carduus-Silybum*-Gruppe befällt, während *Bangasternus* bislang nur von den Köpfen von *Centaurea* nachgewiesen worden ist. Die Vertreter der beiden Gattungen haben die sonst bei den Lixini (und bei fast allen anderen Rüsselkäfern) übliche Art der Eiablage in das Innere der Wirtspflanze aufgegeben: Sie kleben ihre Eier außen an den Hüllkelch der Blütenköpfe ihrer Wirte und bedecken die Eier dann mit einer schützenden Platte aus zerkleinerter Pflanzensubstanz, die durch ein Sekret zusammengeleimt wird. Da der Rüssel bei diesen beiden Gattungen nicht mehr als Werkzeug bei der Eiablage gebraucht wird, ist er gewissermaßen „degeneriert“, d. h. kurz und stumpf geworden. Über die Biologie von *Bangasternus*-Arten ist relativ wenig bekannt. *Rhinocyllus* hingegen ist intensiv untersucht worden, denn im Verlauf einer biologischen Bekämpfungsaktion gegen eingeschleppte Disteln aus der Gattung *Carduus* ist *R. conicus* mit großem Erfolg in Kanada und den USA eingebürgert worden (ZWÖLFER 1980). Potentiell sind *Rhinocyllus* und bestimmte *Larinus*-Arten als Larve Raum- und Nahrungskonkur-

renten, da sie im selben Blütenkopf eines Wirts (etwa der Distel *Carduus nutans*) zusammen vorkommen können. Dabei ist die *Larinus*-Art konkurrenzkräftiger, während *Rhinocyllus* mit seiner geringeren Körpergröße seinen Konkurrenznachteil durch eine größere Zahl von Larven pro Blütenkopf etwas ausgleichen dürfte. Wichtiger für die Koexistenz der beiden konkurrierenden Gattungen erscheint aber der Umstand, daß ihre Parasitoiden-Komplexe unterschiedlich sind. Durch seine abweichende Art der Eiablage und durch einen von *Larinus* abweichenden gebauten Verpuppungskokon gerät *Rhinocyllus conicus* in den Bereich anderer parasitischer Hymenopteren und damit anderer Mortalitätsfaktoren. Von einander unabhängige Mortalitätsfaktoren sind aber bei sonst identischen ökologischen Nischen eine ausreichende Basis für eine stabile Koexistenz von Nahrungskonkurrenten (ZWÖLFER 1975).

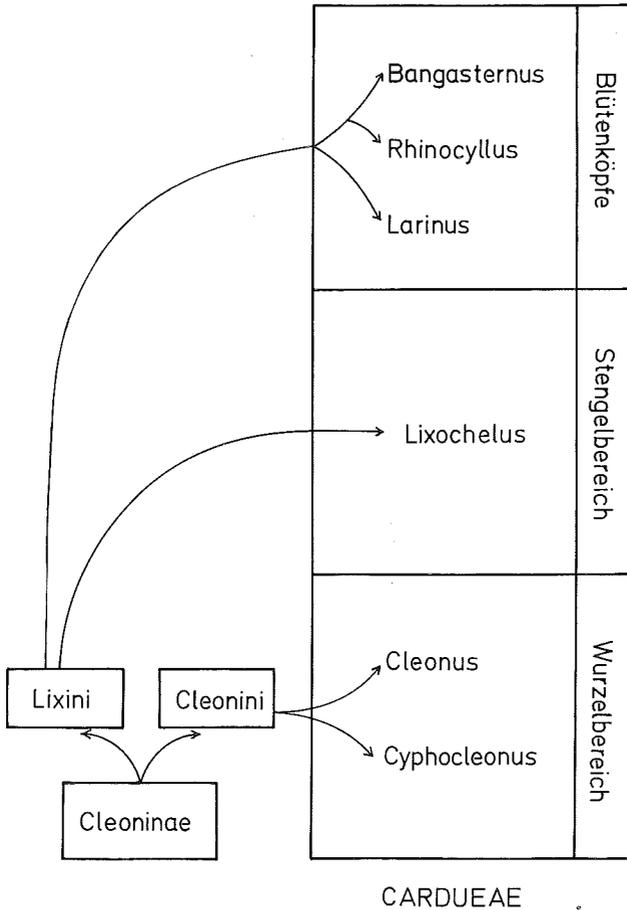


Abb. 1: Die Besiedlung unterschiedlicher Strukturteile der Cardueae durch Vertreter der Cleoninae.

Unter den *Rhinocyllus*-Parasitoiden ist besonders *Pterandrophysalis levantina* Nov. interessant: Diese morphologisch sehr auffällige monotypische Erzwespengattung ist bislang nur von *Rhinocyllus*-Eiern an Distelköpfen nachgewiesen worden, wobei die Vergesellschaftung zwischen Wirt und Parasit sehr eng und konstant ist. Die im Zuge der Besiedlung der Cardueae erfolgten physiologisch-biologisch-morphologischen Spezialisierungen von *Rhinocyllus* haben hier als Nebeneffekt offenbar die Evolution einer markanten Parasitoiden-Gattung ergeben.

Abb. 1 gibt die „Besiedlungsgeschichte“ der Tribus Cardueae durch die Rüsselkäfer-Unterfamilie der Cleoninae schematisch wieder. Wenn man die Strukturteile Wurzelstock und Wurzelhals, Stengel und Blütenkopf der Wirtspflanzen betrachtet, so darf festgestellt werden, daß den Cleoninae die Besetzung sämtlicher „Stockwerke“ der Disteln gelungen ist.

Literatur

- WATANABE, C. & SUZUKI, S. (1965): A consideration of the food preferences of the *Epilachna vigintioctomaculata* complex, with special reference to the so-called „Tokyo west suburbs form“. – Kontyu **33**, (2) 191–198.
- ZWÖLFER, H. (1975): Artbildung und ökologische Differenzierung bei phytophagen Insekten. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. (Bochum, 1974): 394–401.
- (1976): Investigations on *Sphenoptera (Chilostetha) jugoslavica* Obenb. (Col. Buprestidae), a possible biocontrol agent of the weed *Centaurea diffusa* Lam. (Compositae) in Canada. – Zeitschrift f. angew. Entomologie, **80**, H. 2, 170–190.
- (1977): Der Informationswert faunistischer Daten für populations-ökologische Untersuchungen: Das Verteilungsmuster der Wirtsrassen von *Larinus sturnus* Schall. und *L. jaceae* F. (Col. Curculionidae). – Verh. 6, Int. Symp. Entomofaunistik in Mitteleuropa (Lunz, 1975) (ed. H. Malicky) 209–219. The Hague, Junk.
- (1980): Distelblütenköpfe als ökologische Kleinsysteme: Konkurrenz und Koexistenz in Phytophagenkomplexen. – Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent., **2**, 21–37.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. H. ZWÖLFER

Lehrstuhl für Tierökologie, Universität Bayreuth

Am Birkengut, D–8580 Bayreuth

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Zwölfer Helmut

Artikel/Article: [Evolutionstufen in der Ausbildung komplexer Wirt-Parasit-Systeme, dargestellt an der Käferfauna der Disteln* 126-130](#)